DIE BEFRUCHTUNG

DEN CONIFEREN

DR. EDUARD STRASBURGER.

JENA.
HERMANN DABIS.

DIE BEFRUCHTUNG

BEI

DEN CONIFEREN.

VON

DR. EDUARD STRASBURGER,
PROFESSOR IN JENA.

MIT 9 TAFELN.

JENA,
HERMANN DABIS.
(OTTO DEISTUNG'S BUCHHANDLUNG.)
1869.

HERRN

FRANZ BAUMANN,

INSPECTOR DES BOTANISCHEN GARTENS IN JENA,

ZUR FEIER SEINES FUNFZIGJÄHRIGEN JUBILÄUM

IN ANERKENNUNG SEINER HOHEN VERDIENSTE

UM DEN BOTANISCHEN GARTEN,

WIDMET DIESE ARBEIT

HOCHACHTUNGSVOLL

DER VERFASSER.

In mehr als einer Beziehung halten die Gymnospermen die Mitte zwischen den höheren Cryptogamen und den Angiospermen [1]). Zu dieser Schlussfolgerung war schon vor mehr als zwei Decennien Hofmeister gekommen, als er das erste Mal das ganze hier in Frage kommende Gebiet vergleichend untersuchte: sie trat auch mir, noch lebhafter wo möglich, bei dieser Arbeit entgegen.

Die nachstehenden Untersuchungen schliessen sich an die bahnbrechenden Arbeiten Hofmeisters an, während aber Hofmeister zunächst das ganze Gebiet zu beherschen hatte, konnte ich mich auf eine ganz bestimmte Frage beschränken und sie zum alleinigen Gegenstande meiner Untersuchung machen. Diese Frage wurde mir durch meine früheren Arbeiten sehr nahe gelegt; ich hatte versucht den Vorgang der Befruchtung bei höheren Cryptogamen näher aufzuklären und wünschte denselben nun auch bei den Gymnospermen-Pflanzen zu verfolgen. — Der Gegenstand schien mir einer erneuerten Untersuchung werth, um so mehr, als er bis in die neusten Zeiten eine Streitfrage gewesen. Zwei Ansichten standen sich hier gegenüber; freilich konnte a priori die eine nur, nämlich die Hofmeister'sche eine wissenschaftliche Berechtigung beanspruchen, aber selbst im Falle der Alleinberechtigung dieser letzteren, bleiben doch noch manche Puncte aufzuklären übrig.

Ich will mich also in nachstehender Arbeit nur auf den Vorgang der Befruchtung und die mit der Befruchtung unmittelbar zusammenhängenden Erscheinungen beschränken und setze eine genaue Kenntniss der Hofmeister'schen Arbeiten voraus.

[1]) Hofmeister Vergl. Unters. p. 140.

Zur vorläufigen Orientirung möge aber ein kurzer Ueberblick dienen, den ich besonders Hofmeisters „Vergleichenden Untersuchungen“ [2]), seinen „Neueren Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen“ [3]) und seiner „Lehre von der Pflanzenzelle“ [4]) entnehme. Ich will diesen Ueberblick zunächst ganz in Hofmeisters Sinne fassen, und gehe dann im speciellern Theile meiner Arbeit auf etwaige Differenzen ein.

Die Samenknospen der Nadelhölzer, schreibt Hofmeister, zeigen die grösste Uebereinstimmung in ihrem innern Baue, wie verschieden sonst auch ihre Stellungs- und Anheftungsverhältnisse sind. Ein einfaches, etwas fleischiges Integument umhüllt einen, aus zartem Zellgewebe gebildeten, kurzen und dicken Knospenkern, einen weiten Micropylekanal offen lassend, der nach demselben führt. Die Pollenkörner gelangen durch den Micropylekanal unmittelbar auf die Kernwarze und treiben in dieselbe zunächst nur kurze Schläuche; bei Taxus, Juniperus, sehr bald nach dem Ausstreuen, bei den Abietineen erst nach mehrwöchentlicher Ruhe.

Der Knospenkern besteht zu dieser Zeit aus zartwandigen, mit körnigem Schleime erfüllten Zellen, in seinem Innern differenziren sich alsbald einzelne Zellen des mittelsten Zellstanges zu Embryosäcken heran; bei den Abietineen und Juniperineen mit seltenen Ausnahmen nur eine einzige; bei Taxineen sind die Embryosäcke der ersten Anlage nach stets in Mehrzahl vorhanden, — einer kommt aber meist nur zur Entwicklung.

Der Embryosack ist zunächst eine einfache grosse Zelle, deren grosser Zellenkern allmälig aufgelöst wird. bald erscheinen aber zahlreiche freie Zellenkerne in seinem Innern, um jeden bildet sich eine freie Zelle und er erscheint unmittelbar darauf, ganz mit Gewebe erfüllt. Bei Nadelhölzern mit einjähriger Samenreife entwickelt sich dieses Gewebe gleich weiter, und Embryosack und Knospenkern nehmen rasch an Grösse zu. Bei Arten von Pinus und Juniperus mit zweijähriger Samenreife dagegen, verdicken sich vor Eintritt der Winterruhe die Zellen im Embryosack sehr bedeutend; mit Eintritt des nächsten Frühjahrs werden sie wieder aufgelöst, und es beginnt gleichzeitig ein sehr starkes Wachsthum der Embryosackhaut. Die protoplasmatischen Inhaltsmassen der aufgelösten Zellen schwimmen im Embryosacke herum, bis eine erneuerte freie Zellbildung in demselben anhebt und eine neue Schicht Zellen sich seiner Innenfläche anlagert. Auf diese Schicht lagert sich eine

[2]) Vergl. Unters. der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen, und der Samenbildung der Coniferen 1851. p. 126 u. f.

[3]) In Pringsheims Jahrbüchern f. wiss. Bot. Bd. I. p. 167 u. f. 1858.

[4]) Die Lehre von der Pflanzenzelle. I. Bd. 1. Abtheilung des Handbuches der physiologischen Botanik. 118 u. f. 1867.

zweite, dann eine dritte und damit ist der Sack wieder von geschlossenem, strahlig geordnetem Gewebe ausgefüllt, das sich noch durch Theilung vermehrt.

Bestimmte Zellen der Scheitelregion des Eiweisskörpers, nur durch eine einfache Zelle von dessen oberer Wand getrennt, erlangen eine relativ sehr beträchtliche Grösse, sie sind die s. g. Corpuscula oder secundären Embryosäcke. Bis zur Erlangung der vollen Grösse enthalten sie nur einen dünnen Wandbeleg von Protoplasma, welchem der Kern der grossen Zelle eingelagert ist. Nach Vollendung des Wachsthums der Corpuscula, nimmt ihr Gehalt an Protoplasma rasch zu. Der Wandbeleg wird schnell um vieles dicker, die mittlere Vacuole immer kleiner, später wird sie in eine grössere Anzahl kleiner Vacuolen zerklüftet.

Während diese Vorgänge im Corpusculum erfolgen, theilt sich auch die Zelle, welche das Corpusculum von der oberen Wand des Embryosackes trennt; die Theilung erfolgt meist übers Kreuz, so dass vier in einer Ebene liegende Zellen entstehen, oder aber, wie bei Abies canadensis, mehrmals durch Querwände in eine Anzahl über einander liegende Zellen. Im ersten Falle kommen die vier Zellen meist bald, in Folge andauernder Vermehrung der Zellen am Scheitel des Eiweisskörpers, in Vertiefungen desselben zu liegend; im zweiten Falle hält die sich quertheilende Zelle mit diesem Wachsthum gleichen Schritt. So kommt es denn, dass das obere Ende des Eiweisskörpers von Pinus, so viele trichterförmige Vertiefungen zeigt als Corpuscula vorhanden sind, während Abies canadensis keine solche Vertiefungen aufzuweisen hat. Die das Corpusculum seitlich umgebenden Zellen des Eiweisskörpers theilen sich auch parallel zu dessen Fläche, so dass das Corpusculum bald von einer Schicht kleiner Zellen umgeben wird.

In dem, die einzelnen Vacuolen trennenden Protoplasma im Corpusculum, sollen, nach Hofmeister[*]), nach Verflüssigung des primären Kernes des Corpusculum, secundäre Zellkerne auftreten, bei Abietineen bis zu mehreren Hunderten. Um jeden solcher Kerne soll sich eine Masse dichteren Protoplasmas zu einer primordialen Zelle „einem Keimbläschen" zusammenballen, nach deren Anlegung die noch vorhandenen Vacuolen rasch aufgezehrt werden. Die Keimbläschen schwimmen nach Hofmeister jetzt theils frei in gleichartig feinkörnigem Protoplasma. theils sind sie der Wand des Corpusculum, und besonders der Scheitelwölbung desselben angeschmiegt.

Bei den Kiefern soll in vielen Keimbläschen noch vor der Befruchtung die Bildung freier Tochterzellen erfolgen, die allmälig wachsend die Mutterzellen erfüllen.

*) Lehre von der Pflanzenzelle, p. 120.

Die Pollenschläuche beginnen nach der Unterbrechung, welche ihr Wachsthum bei den Coniferen mit zweijähriger, aber auch bei denen mit einjähriger Samenreife erleidet, aufs neue gegen den Embryosack hin vorzudringen, ungefähr zu der Zeit, da die Differenzirung der Corpuscula von dem umgebenden Gewebe anhebt. Sie erreichen den Eiweisskörper nach dessen vollendeter Ausbildung. Der Pollenschlauch durchbricht die aufgeweichte primäre Wand des Embryosackes, wie es scheint nach einigem Widerstande und gelangt an die Doppelpaare von Zellen an, welche die Scheitel der Corpuscula decken. Bei Taxus vertritt es dabei häufig den ganzen oberen Theil des Eiweisskörpers, die vier Zellen dagegen, welche das zu befruchtende Corpusculum verschliessen, drängt er zunächst nur ein weniges auseinander, indem er einen dünnen Fortsatz zwischen ihre auseinanderweichenden Berührungskanten bis in das Corpusculum treibt. Später erst nach erfolgter Befruchtung schwinden diese Zellen, oft erhalten sie sich sehr lange. Ganz in gleicher Weise verhält sich Juniperus communis. Bei den Abietineen dagegen werden die Zellen, welche die obere Wölbung der Corpuscula überragen, sofort zerstört, nachdem der Pollenschlauch bei ihnen anlangte [6]), sein Ende dringt in das Corpusculum hinein [7]).

In dem erweiterten untern Ende des Pollenschlauches sollen sich kurz vor der Befruchtung, freie sphärische Zellen bilden, bei Abietineen auch Stärke. Nach Eintritt des Pollenschlauches erfolgt die Befruchtung, ohne dass die Membran der Spitze des Schlauches eine Oeffnung zeige. Eines der Keimbläschen im Innern des Corpusculum soll beträchtlich an Grösse zunehmen, nach der unteren Wölbung des Corpusculums wandern, feste elastische Zellwände erhalten und Theilungen eingehen, die den Embryoträger und Embryo erzeugen [8]).

Auf weitere Einzelheiten der Hofmeister'schen Schilderung einzugehen, wäre hier nicht am Orte, auch behalte ich mir vor, einzelne Punkte derselben noch weiter im Texte zu berühren, und gehe nun zu meinen eignen Untersuchungen über. Dieselben beziehen sich ebenfalls nur auf Coniferen, weil andere Gymnospermen mir nicht zur Verfügung standen. Von Coniferen habe ich zunächt nur Abietineen und Cupressineen eingehender untersucht und von diesen konnte mir unser botanische Garten in Jena eine ziemliche Auswahl bieten.

So habe ich vor allem untersucht:

[6]) Vergl. Unters. p. 133.
[7]) Jahrb. f. wiss. Bot. p. 182.
[8]) Lehre von der Pflanzenzelle p. 120.

Abietineae	Cupressineae
Abies canadensis Michx.	Callitris quadrivalvis Vent.
Abies pectinata Dc.	Thuja orientalis L., nepalensis Lodd.
Picea vulgaris Link.	„ macrocarpa Barth. etc.
Pinus sylvestris L.	Juniperus virginiana L.
„ Strobus L.	„ caroliniana Duroi
„ Laricio Poiret	„ Sabina L.
„ Pinaster Sol.	„ communis L.

Abietineae.

Abies canadensis Michx.*)

Meine Beobachtungen an dieser Pflanze beginnen mit dem Augenblicke, wo das Endosperm sich im Embryosacke zu bilden anfängt. Der Embryosack erscheint um diese Zeit mit vacuolenhaltigem Protoplasma erfüllt; durch freie Zellbildung entsteht bald an der innern Wand desselben eine Schicht Zellen, welche sich zunächst nicht berühren, bald aber seitlich aneinanderstossen, polygonale Gestalten bekommen und mit Cellulose — Membran sich umkleiden. Neue Lagen von Zellen werden von Innen aus gebildet, die schon vorhandenen strecken sich bedeutend in die Länge, theilen durch quere Wände, und bald ist der ganze Embryosack von dünnwändigen Zellen erfüllt, die strahlig angeordnet, in der Mittellinie des Embryosackes zusammenstossen. Einzelne Zellen solcher Strahlen um den Scheitel des Embryosackes herum, haben an den Quertheilungen der übrigen Endospermzellen keinen Antheil genommen, und unterscheiden sich durch ihre Grösse von den benachbarten Zellen. Sie berühren unmittelbar die Wand des Embryosackes und zeigen einen grösseren Zellkern als die benachbarten Zellen. Von ihrem Scheitel, wo ihr protoplasmatischer Inhalt besonders angesammelt ist, wird bald nach ihrer Entstehung, eine kurze Zelle abgeschieden, welche sie nunmehr von der Wand des Embryosackes trennt. (Taf. I. Fig. 1.) — Die kleinere obere Zelle ist die Halszelle, die untere die Centralzelle des Corpusculum. Die Halszelle theilt sich bei Abies canadensis meist nicht weiter. Die Centralzelle unterscheidet sich zunächst nur wenig durch ihren Inhalt von den benachbarten Zellen; eine dünne Schicht Protoplasma überzieht ihre Seitenwände und erreicht an der oberen und unteren Wand eine

*) Zur Orientirung diene hier gleich die Fig. 7. auf Tab. 1, die eine ganze Samenknospe von Abies canadensis im Längeschnitte darstellt.

besondere Mächtigkeit; das ganze übrige Lumen der Zelle wird von einer grossen Vacuole eingenommen, im oberen Ende dicht unter der Halszelle, im Protoplasma eingebettet, liegt der grosse Zellenkern. Der Wandbeleg der Centralzelle fängt aber bald an, an Mächtigkeit zuzunehmen, es treten kleine Vacuolen in demselben auf, und verleihen ihm ein schaumiges Ansehen, während die mittlere Vacuole in dem Maasse abnimmt. — Das ganze Corpusculum erfährt gleichzeitig eine bedeutende Gestaltsveränderung; — die benachbarten Endospermzellen fahren nämlich sich zu theilen fort, der ganze Eiweisskörper vergrössert sich bedeutend und übt Zug und Druck auf das Corpusculum. Dieses bleibt zwar in seinem Wachsthume nicht zurück, bekommt aber in Folge solcher Verhältnisse bald eine flaschenförmige Gestalt. (Taf. I. Fig. 2). Besonders aber wird die Halszelle, und noch mehr, der auf die Halszelle unmittelbar folgende Theil der Centralzelle, sehr in die Länge gezogen und kann man an demselben in Folge dieser Streckung meist eine longitudinale Streifung erkennen. (Taf. I. Fig. 5). Die Angabe Hofmeisters, wonach die Halszelle sich mehrmals noch durch Querwände theilen soll, kann ich nicht bestätigen, in ganz seltenen Fällen nur sah ich sie in zwei übereinander liegende Zellen zerfallen (Taf. I. Fig. 3), gewöhnlich bleibt sie einzellig. Die untere Zelle, die man im Halse bei reifen Corpuskeln bemerkt, entsteht weit später erst, und in ganz anderer Weise, wie wir das bald sehen werden. Die das Corpusculum unmittelbar umgebenden Endospermzellen, bleiben übrigens auch in anderer Beziehung nicht ganz unthätig, sie theilen sich parallel zur Oberfläche des Corpusculum und umgeben die Centralzelle, ähnlich wie dies auch bei Farnen geschieht, mit einer Lage gleichmässiger kleiner Zellen, die sich durch reicheren Inhalt und grössere Zellkerne von den benachbarten Endospermzellen unterscheiden, am Halse aber allmälig in gewöhnliche Endospermzellen übergehen. (Taf. I. Fig. 2 u. 8). Die Centralzelle füllt sich immer mehr mit Protoplasma, der ursprüngliche Zellkern erscheint in die Länge gezogen, er bleibt lange noch oben am Halse sichtbar, endlich schwindet er aber; die kleineren Vacuolen werden immer zahlreicher, die mittlere nimmt entsprechend ab. (Taf. I. Fig. 2). Die Füllung mit Protoplasma schlägt so, wie wir sehen, den umgekehrten Weg ein, als wie gewöhnlich bei Bildung des Lumens in jugendlichen Zellen. Bei halb reifen Corpuskeln ist die mittlere Vacuole meist noch an ihrer Grösse und oft auch an einen etwas verschiedenen Lichtbrechungsvermögen ihres wässrigen Inhalts, von den andern Vacuolen zu unterscheiden, bei reifen Corpuskeln ist sie aber nicht mehr zu erkennen. (Taf. I. Fig. 8). Die Centralzelle ist nun mit schaumigem, gelblichem Protoplasma fast gleichmässig erfüllt, und jetzt erst, kurz vor der Befruchtung, sieht man vom oberen Ende dieser Protoplasmamasse eine kleine Zelle sich

abscheiden, die den halsartig ausgezogenen Theil der Centralzelle erfüllt. (Taf. I. Fig. 4). Die Trennungslinie ist nach Innen etwas convex gebogen und setzt sich den Seitenwänden der Centralzelle an der Stelle an, wo sich dieselbe zu erweitern beginnt. (Taf. I. Fig. 4). Sie ist zunächst nur schwach angedeutet, und das Hinzufügen von etwas Kali genügt, um beide Zellen ineinanderfliessen zu lassen; später aber, namentlich in den Fällen, wo die Befruchtung ausbleibt, erhärtet sie zu einer festen Membran. (Taf. I. Fig. 5, 6, 8). Die so angelegte neue Zelle enthält zunächst einen meist deutlichen Zellenkern, sie reicht mit ihrem Inhalt nicht bis an die untere Wand der Halszelle, sondern erscheint an ihrem Scheitel abgerundet und der Raum zwischen beiden Zellen mit farbloser Flüssigkeit erfüllt. Diese Stelle fällt mit dem Orte der grössten Verengung im Kanal zusammen, und bei Einwirkung von Kali treten hier nicht selten Falten auf. (Taf. I. Fig. 6). Alle diese Erscheinungen, vor allem aber die directe Beobachtung der Entwicklungsgeschichte, zeigt also, dass diese Zelle nicht durch Theilung aus der Halszelle entstanden, dass sie also nicht als Halszelle anzusprechen sei, vielmehr aber der „Kanalzelle" der höheren Kryptogamen entspricht. Die Deutung des übrigen ganzen protoplasmatischen Inhalts der Centralzelle als „Ei" oder „Befruchtungskugel" wurde hierdurch schon nahe gelegt, die Beobachtung des Befruchtungsvorganges erhob diese Annahme zur vollen Gewissheit.

Leider war Abies canadensis in diesem Jahre sehr schlecht bestäubt worden, eine Erscheinung die bei dieser Pflanze oft einzutreffen scheint, und ich war genöthigt oft viele Hunderte von Samenknospen durchzumustern, ehe es mir gelang eine befruchtete aufzufinden. Das erste befruchtete Corpusculum habe ich am 2. Juli angetroffen, die kalte ungünstige Witterung in diesem Jahre, hat überhaupt ein späteres Eintreten der Befruchtung bei allen Coniferen zur Folge gehabt.

Abies canadensis zeigt auf dem Querschnitte 3—5 Corpuskeln, gewöhnlich habe ich deren viere angetroffen, oft sind sie seitlich nur durch wenige Zelllagen, oft aber auch durch dickere Gewebsschichten von einander getrennt; nur in ganz seltenen Fällen sah ich einzelne sich unmittelbar seitlich berühren. Der Weg zu denselben wird den Pollenschläuchen durch das Gewebe der Kernwarze vorgezeichnet; dasselbe ist in seinen mittleren Partieen über dem Scheitel des Embryosackes anders differencirt, als an den Seiten (Taf. I. Fig. 8), es ist gestreckter, protoplasmareicher und in Folge dessen, wie der Augenschein lehrt, besonders geeignet den Pollenschlauch zu führen. Der Pollenschlauch wird auf diese Weise bis über die Halszellen eines Corpusculum geleitet — und auch hier sind Vorkehrungen getroffen, um ihm den Eintritt in dasselbe zu erleichtern. Beobachtet man nämlich den

Scheitel eines Corpusculum kurz vor der Befruchtung, so bemerkt man, dass der Inhalt der Halszelle sowohl als der Kanalzelle, namentlich der Inhalt der ersteren aber, zum Theil schon desorganisirt und zu einem körnigen, quellungsfähigen Schleime verwandelt ist und dass diese Umwandlung auch die Querwände (viel weniger die Längewände) der Halszelle getroffen hat, so dass sie eine leicht zu beobachtende Quellung zeigen. Diese Erscheinungen wurden noch deutlicher, wenn man schwache Kalilauge zusetzte (Taf. I. Fig. 6), dann zeigten die Querwände der Halszelle eine bedeutende Quellung, zu einer Zeit, wo die Membranen benachbarter Zellen noch ganz unverändert blieben. So erklärt es sich denn auch, warum der Pollenschlauch diesen Weg einschlägt, die erweichten Membranen durchbricht und so in das Corpusculum gelangt. Er verdrängt die desorganisirte Halszelle und die Kanalzelle, drückt oft in der Folge noch den ganzen Hals etwas auseinander (Taf. I. Fig. 10) und legt sich nun unmittelbar dem Scheitel der Befruchtungskugel an. Er flacht sich an derselben ganz bedeutend ab, ohne in den Inhalt derselben einzudringen (Taf. I. Fig. 10). Der Pollenschlauch ist mit feinkörnigem, protoplasmatischem Inhalte, vor allem aber mit einfachen und zusammengesetzten Stärkekörnern reichlich erfüllt und zeigt im protoplasmatischen Inhalte meist auch vereinzelte Vacuolen; anderweitige Bildungen wusste ich in demselben nicht aufzufinden, und sie treten erst auf, wenn der Inhalt durch anderweitige Einflüsse veranlasst, sich zu desorganisiren beginnt; dann ballt sich der protoplasmatische Inhalt zu grösseren oder kleineren Klumpen zusammen, die ich aber in frischen Praeparaten, bei richtiger Behandlung derselben, nie angetroffen habe. Die Stärkekörner schwinden grösstentheils während der Befruchtung, man sieht das Protoplasma des Eies sich trüben, es wird körnig, undurchsichtig und nimmt eine dunklere Färbung an; die Trübung scheint von oben nach unten vorzuschreiten, im untern Ende des Eies wird sie endlich am stärksten, das Protoplasma wird hier besonders körnerreich, die Vacuolen, die auch im oberen Theile nur noch vereinzelt zu sehen sind, schwinden hier ganz, eine hellere Stelle im Innern dieser Ansammlung, die erste Andeutung eines grossen Zellkerns, wird bemerkbar und man sieht das dichteste untere Viertel des ganzen Eies, sich zunächst durch eine schwache, dann deutlicher werdende Trennungslinie, von dem übrigen grössten Theile des Eies abtrennen (Taf. I. Fig. 10). Von der Senkung eines Keimbläschens in den untern Theil der Centralzelle, war nie etwas zu sehen; was Hofmeister für zellige Bildungen, für Keimbläschen und Kern erklärt, können nur Vacuolen und ungleich vertheilte, stellenweis angesammelte Körnchen im Protoplasma gewesen sein. Ich konnte mich hiervon nicht nur bei Abies canadensis, sondern auch bei allen andern Coniferen, die ich untersucht habe, überzeugen und komme noch mehrfach auf diesen

Punkt zurück. Ich habe die Corpuscula mit der Nadel geöffnet und den Inhalt derselben langsam hervortreten sehen, ich habe sein Verhalten bei Anwendung verschiedener Reagentien geprüft und war stets zu derselben Schlussfolgerung gekommen; ja ich habe bei manchen Coniferen den ganzen Vorgang der Befruchtung, in einer Anzahl aufeinanderfolgenden Praeparate, so genau beobachten können, die Entstehung der unteren Scheidewand so unmittelbar verfolgt, dass über die Deutung des Vorgangs kein Zweifel mehr bestehen konnte. Nur in unbefruchteten Corpuskeln, die langsam zu Grunde gehen, bräunt sich das Protoplasma nicht selten zuerst um einzelne Vacuolen und verleiht ihnen dann das Aussehen zelliger Bildungen. Bei Abies canadensis, die in diesem Jahre so schlecht bestäubt worden war, konnte man diese Erscheinung besonders oft verfolgen.

Der ganze Inhalt der Centralzelle ist also meiner Ansicht nach als Ei anzusprechen, wenn auch nur der untere Theil desselben, zur Keimanlage verwerthet wird — der obere liesse sich demzufolge als der erste, nicht zur selbständigen Entwicklung kommende, Theil des Embryoträgers auffassen.

Ehe ich in meiner Schilderung weiter gehe, will ich hier auch gleich der Untersuchungsmethode erwähnen, die ich bei dieser Arbeit befolgt habe und die nicht ohne Einfluss auf die erhaltnen Resultate geblieben. Da Wasser äusserst rasch die Praeparate verändert, so habe ich nach einem andern Mittel gesucht, um sie längere Zeit unversehrt beobachten zu können; ein solches fand ich alsbald in gewöhnlichem Hühnereiweiss, dieses mit Wasser bis zu einem gewissen Grade verdünnt und durch Hinzufügen von etwas Kampher vor rascher Zersetzung geschützt, giebt eine für diese Zwecke ausgezeichnete Untersuchungsflüssigkeit ab, in der die Corpuskeln der meisten Coniferen sich mehrere Stunden lang unverändert erhalten. Die Schnitte wurden mit sehr scharfem Messer, zwischen Daum und Zeigefinger ausgeführt, jeder Druck wurde vermieden und nur solche Schnitte zur Beobachtung der innern Verhältnisse im Corpusculum gewählt, wo das Messer das Corpusculum beiderseits gestreift hatte, ohne es zu öffnen. In den meisten Fällen war es jetzt schon möglich, eine Einsicht in diese Verhältnisse zu bekommen; war das Praeparat nicht durchsichtig genug, so wurde während der Beobachtung langsam verdünnte Kalilauge zugefügt und die Einwirkung derselben verfolgt. Diese Methode gab stets die besten Resultate.

Auf die weiteren Theilungen der Keimanlage einzugehen, lag ausserhalb meiner Aufgabe, erwähnen will ich nur, dass bald an Stelle des einen Zellkernes zwei, (Taf. I. Fig. 10) dann vier neue Kerne auftreten und eine Theilung übers Kreuz stattfindet. In jeder der so entstandenen vier Zellen erfolgt eine Quertheilung, auf welche bald in den unteren Zellen

je eine neue Quertheilung folgte, so dass endlich drei Etagen von je vier, in einer Fläche liegenden Zellen entstehen. Der Versuch zur Anlage einer vierten Etage wurde oft vom oberen Theile des Eies aus gemacht, kam aber nie zu einer vollen Abgrenzung. Die untersten vier Zellen sind stets die inhaltsreichsten geblieben, aus ihnen werden die Keime angelegt. Durch starkes Wachsthum der Zellen der zweiten Etage, wird das Corpusculum gesprengt und die vier untern Zellen so in das Gewebe des Endosperms gedrängt (Taf. I. Fig. 11), ebenfalls auf vorgezeichneten Wegen, in die kleineren inhaltsreicheren Zellen der axilen Zellstränge.

Die Einwirkung der Pollenkörner auf die Kernwarze ist, wie schon Hofmeister bemerkt, bei Abies canadensis nicht nothwendig, um die Vorgänge im Innern der Samenknospe einzuleiten, auch unbestäubte Samenknospen hatten sich normal entwickelt; sie waren, wie bereits erwähnt, in diesem Jahre in Mehrzahl vorhanden und konnte ich die Veränderungen in denselben, in Folge ausgebliebener Befruchtung, nur zu oft verfolgen. Vor Allem zeigte die Membran zwischen Kanalzelle und Ei alsbald eine bedeutende Verdickung; das Ei wurde auf diese Weise lange Zeit geschützt, während Halszelle und Kanalzelle desorganisirt und in eine grümöse Masse verwandelt waren. Die Eizelle erhielt sich oft mehrere Wochen ziemlich unverändert und der Befruchtung harrend, bis auch ihr Inhalt grümös zu werden begann und sich, wie erwähnt, zunächst meist um die vereinzelten Vacuolen bräunte, so dass diese oft das Ansehen selbständiger Gebilde bekamen.

Abies pectinata Dc.

An Abies canadensis schliesst sich zunächst die Edeltanne an. Meist drei Corpuscula sind hier auf einem Querschnitte durch die Samenknospe anzutreffen. Das Corpusculum hat eine ganz ähnliche Gestalt wie bei Abies canadensis, der Hals ist ebenfalls stark in die Länge gezogen, die Halszelle hat sich aber zunächst übers Kreuz und dann in 3 bis 4 übereinander liegende Etagen getheilt, so dass sie nun aus 12 bis 16 Zellen besteht, die sich mit Stärkekörnern reichlich füllen (Taf. I. Fig. 12). Kurz vor der Befruchtung (bei den von mir untersuchten Exemplaren, etwa Anfang Juli), wird vom Inhalte der Centralzelle, dicht unter den Halszellen, eine Kanalzelle abgeschieden; auch hier durch eine schwach convexe Trennungswand (Taf. I. Fig. 12). Sie unterscheidet sich meist durch ihre Färbung und den Mangel an Vacuolen, etwas von dem tiefer liegenden Protoplasma der Centralzelle, erhält auch einen oft deutlich entwickelten Zellenkern. Ihre Abgrenzung ist aber lange nicht

[10]) Lehre von der Pflanzenzelle p. 119.

so scharf wie bei Abies canadensis, wie denn überhaupt sich Abies canadensis, einzig in ihrer Art, durch die so scharfe Abgrenzung der Kanalzelle, von allen andern Coniferen unterscheidet. Hier hat es oft die grösste Mühe, bedarf es oft der grössten Vorsichtsmaassregeln, um sich von der Existenz der Kanalzelle zu überzeugen. Jede Störung des Inhaltes, Einwirkung chemischer Reagentien, genügt in den meisten Fällen schon, um Ei und Kanalzelle in einander fliessen zu machen; die Kanalzelle quillt sehr bedeutend und geht bald in dem übrigen Protoplasma der Centralzelle auf. Trotz dem, kann man sich aber bei richtiger Behandlung der Objecte sowohl hier, als auch besonders leicht bei den meisten Pinusarten mit ganz ähnlicher Kanalzelle, von ihrer Anwesenheit überzeugen.

Die Pollenschläuche treten, durch das innere Gewebe des Knospenkerns geleitet, gegen Mitte Juli, an die Halszelle der Corpuskeln heran, drängen sich zwischen dieselben, so dass die Halszellen ganz zerquetscht und kaum mehr kenntlich bleiben, und gelangen in die Centralzelle (Taf. I. Fig. 13). Die Kanalzelle scheint durch ihre Quellungsfähigkeit die Membran der Centralzelle unter den Halszellen zu dehnen und zu erweichen und so dem Pollenschlauche den Eintritt in die Centralzelle zu erleichtern[11]). Während aber bei Abies canadensis der Pollenschlauch sich nur dem Eie anlegt, dringt er hier noch in dasselbe hinein, ja oft bis zu einer bedeutenden Tiefe. Der Pollenschlauch ist mit feinkörnigem Plasma, besonders aber wieder mit Stärkekörnchen dicht angefüllt, diese verschwinden nun zum Theil aus demselben. Bei Abies canadensis war die Spitze des Pollenschlauches flachgedrückt, so dass man sich über die Verhältnisse an derselben nicht gut orientiren konnte, hier wo der Schlauch frei in das Ei hineindringt, kann man an seiner Spitze einen deutlichen, wohl ausgebildeten Tüpfel erkennen. Dieser Tüpfel war bereits Hofmeister[12]), auch Schacht[13]) aufgefallen. Der Tüpfel ist in allen Fällen durch die primäre Membran des Pollenschlauches verschlossen, scheint aber besonders den Uebergang des Inhalts des Pollenschlauches in die Masse des Eies zu vermitteln, denn nicht selten sieht man unmittelbar an demselben An-

[11]) Diese Vermuthung liess sich durch directe Beobachtung für Abies pectinata nicht bestimmt entscheiden; fällt diese Rolle der Kanalzelle hier nicht zu, so bliebe wohl nichts übrig, als sie für ein „Rudimentaeres Organ" zu erklären, welches sich durch Erblichkeit zwar erhalten, seine physiologische Bedeutung hier aber verloren hat. Ja dafür sprechen die Erscheinungen noch bei Abies canadensis, wo die Kanalzelle zwar so scharf entwickelt ist, mit ihrer Spitze aber bis an die untere Querwand der Halszelle gar nicht reicht, zu ihrer Oeffnung also nicht beitragen kann; der Pollenschlauch würde also auch wohl, ohne ihre Hülfe, bis an das Ei gelangen können.

[12]) In Pringheims Jahrb. für Wiss. Bot. Bd. 1, p. 171.

[13]) In Stz. Ber. der Niederrheinischen Gesellsch. zu Bonn 1864. Dritte Folge, I. Bd. S. 94.

sammlungen körniger Substanz, die sich von dem benachbarten Plasma des Eies unterscheidet und oft radial in Streifen von diesem Punkte aus verbreitet. Hofmeister scheint solche Ansammlungen am Pollenschlauchende für Keimbläschen angesehen zu haben, sie zeigen aber nie irgend eine bestimmtere Umgrenzung. Auch blieb es dann immerhin schwer zu begreifen, wie ein Keimbläschen aus dieser Stelle in die untere Spitze der Centralzelle gelangen, sich ihr anschmiegen solle, wie es bei Nadelhölzern mit hängenden Zapfen nach unten, bei Nadelhölzern mit aufrechten Zapfen nach oben sich bewegen könne, wie überhaupt eine solche Massenbewegung in dem körnigen zum Theil noch schaumigen Protoplasma möglich sei.

Das Ei trübt sich in Folge der Befruchtung, die Trübung steigert sich besonders im untern Ende und es wird hier ähnlich wie bei Abies canadensis eine Zelle abgeschieden, die in Folge weiterer Theilung zunächst übers Kreuz (Taf. I. Fig. 13), dann in drei über einander liegende Etagen sich spaltet und sich sonst auch ganz wie bei Abies canadensis verhält (Taf. I. Fig. 14).

Picea vulgaris Link.

schliest sich hier weiter an. 3 bis 5 Corpuskeln sind auf dem Querschnitt der Samenknospe zu finden. Der Hals ist kürzer, aber weiter, als bei den vorerwähnten Arten (Taf. II. Fig. 1 u. 2). Bei Ansichten von oben erscheint er als achtzellige Rosette (Taf. II. Fig. 3), auf Längschnitten aus 2 bis 4 Etagen von Zellen zusammengesetzt (Taf. II. Fig. 1 u. 2). Die Zellen des Halses zeichnen sich durch dichteren Inhalt von den benachbarten Endospermzellen aus.

Von Picea vulgaris stand mir besonders reichliches Material zu Verfügung, so dass ich mich hier, über alle Momente der Befruchtung, auf das genaueste orientiren konnte. Die Untersuchung begann am 15. Juni. — Eine Kanalzelle liess sich hier, wenn auch mit einiger Mühe, doch sehr schön nachweisen (Taf. II. Fig. 1 u. 2). Die Centralzelle war mit Vacuolen erfüllt, die zur Zeit der Befruchtung abnahmen, eine grosse centrale Vacuole blieb, als letzte Andeutung des ursprünglichen Lumens, oft lange Zeit erhalten. Am 20. Juni fand ich die ersten befruchteten Eier. Der Weg ward auch hier dem Pollenschlauche nach dem Halse des Corpusculum gebahnt worden; die Kanalzelle ist stark quellungsfähig, und man bemerkt hier wirklich, oft auf das Deutlichste, eine Auftreibung der Membran der Centralzelle über derselben. Die Membran der Centralzelle ist übrigens auch unter den Halszellen schwächer verdickt als an den Seitenwänden, und so das Eindringen dem Pollenschlauche

erleichtert (Taf. II. Fig. 2). Er drängt sich zwischen die auseinanderweichenden Halszellen ohne sie hier besonders zu beschädigen (Taf. II. Fig. 4, in Fig. 5 auf Taf. II. von oben gesehen) und dringt, durch die aufgeweichte Membran der Centralzelle, in dieselbe hinein. Die Kanalzelle ist meist noch als grümöse Masse um seine Spitze zu erkennen, er aber legt sich direct mit derselben dem Eie an (Taf. II. Fig. 4). Auch hier ist der Pollenschlauch mit Stärke dicht erfüllt, anderweitige geformte Inhaltskörper sind in demselben kaum zu erkennen, er zeigt an seiner Spitze auch den characteristischen Tüpfel (Taf. II. Fig. 4). Weiter verhält sich auch Picea vulgaris ganz wie die verwandten Arten (Taf. II. Fig. 6, 7, 8, 9, 10), verhältnissmässig häufig sieht man aber hier, über den drei Etagen von Zellen, die aus der ursprünglichen einen, im untern Theile der Centralzelle entstanden sind, noch vom obern Theile des Eies aus, eine vierte Theilung erfolgen, die aber auch hier kaum zur vollen Entwicklung gelangt (Taf. II. Fig. 9 u. 12). Auch ungewöhnliche Theilungsfolge hatte ich hier, hin und wieder, Gelegenheit zu sehen (Taf. II. Fig. 11), sie trat aber gegen die normale sehr entschieden zurück. Die untern vier Zellen der Anlage sind auch hier besonders reich mit Protoplasma erfüllt, und werden durch die sich streckende zweite Zelllage in das innere Gewebe des Embryosackes geführt (Taf. II. Fig. 13).

Pinus sylvestris L., Strobus L., Laricio Poir., Pinaster Ait.

verhalten sich alle ganz ähnlich. Sie unterscheiden sich von den vorerwähnten Coniferen dadurch besonders, dass ihre Halszellen mit der Entwicklung der benachbarten Endospermzellen nicht gleichen Schritt halten. Sie werden von denselben in ihrer Entwicklung überholt, die Endospermzellen neigen über ihnen zusammen und bilden trichterförmige, oft enge Vertiefungen, die nach den Halszellen führen. Auf dem Querschnitte sind meist 3 bis 5, bei Pinus sylvestris und Strobus in manchen Fällen selbst nur 2 Corpuscula anzutreffen; die Corpuscula von Pinus Laricio und Pinaster zeichnen sich durch ihre Grösse aus. Die Membran des primären Embryosackes ist über dem Trichter ausgespannt (Taf. II. Fig. 17) und muss durch den andringenden Pollenschlauch durchbrochen werden. — Die ursprünglich angelegte Halszelle zerfällt in dieser Gruppe in 4, aber auch in 6, selbst in 8 Zellen, und ausserdem oft in 2 bis 3 über einander liegende Etagen (Taf. II. Fig. 16, 17, 18). Bei Pinus sylvestris und Strobus bleibt sie dagegen nur eine Etage hoch (Taf. II. Fig. 15). Die Kanalzelle ist in dieser Gruppe auch verhältnissmässig leicht zu verfolgen (Taf. II. Fig. 15, 16, 17, 18), und da jede Möglichkeit einer andern Entstehung, (so etwa durch Theilung der Halszelle) hier ausgeschlossen ist, auch besonders lehrreich; — sie wird von

der Eizelle kurz vor der Befruchtung abgeschieden, und bei einiger Sorgfalt kann man sich von ihrer Anwesenheit immer überzeugen.

Bei Pinus sylvestris sind die Vacuolen im Innern der Centralzelle besonders scharf gezeichnet, auch ist hier die Erscheinung besonders häufig, wo im Innern der einen Vacuole neue Vacuolen auftreten [14]). Dies erklärt sich aus der Thatsache, dass der Inhalt der Vacuolen ebenfalls kein reines Wasser ist, sondern mehr oder weniger Eiweissstoffe in Lösung enthält; steigt die Concentration der Lösung in der Vacuole, so kann eine neue Spaltung derselben in wasserreiche und wasserärmere Partieen erfolgen, es bilden sich neue Vacuolen. Dass es keine selbständigen Gebilde sind, die in die Erscheinung treten, konnte ich mich auch hier wieder zur Genüge überzeugen, indem ich das Austreten des Inhalts aus der Centralzelle verfolgte, oder chemische Reagentien einwirken liess. Besonders war die erste Art der Beobachtung lehrreich, wo ich die einzelnen Vacuolen mit sammt der protoplasmatischen Grundmasse aus der Centralzelle hervortreten und in dieser Grundmasse aufgehen sah, ohne jegliche Spur zu hinterlassen. Der Pollenschlauch ist auch hier mit Stärke stark erfüllt und zeigt den charakteristischen Tüpfel. Die Kanalzelle verhält sich wie bei Picea vulgaris und ist auch noch besonders häufig, als veränderte körnige Masse, um die Spitze des Pollenschlauches zu erblicken. In allen Fällen, wo die Befruchtung bestimmt erfolgt war, war auch das Ende des Pollenschlauches in die Centralzelle eingedrungen, oft aber nur bis zu einer unbedeutenden Tiefe. (Taf. II. Fig. 19 u. 20).

Cupressineae.

Sämmtliche Cupressineen, die ich untersucht habe, verhielten sich in der gleichen Weise. Die Corpuscula treten hier, wie bekannt, sich unmittelbar seitlich berührend, in grösserer Zahl neben einander auf. Die Entstehung derselben konnte ich besonders leicht bei Callitris quadrivalvis verfolgen. Die Endospermzellen werden durch freie Zellbildung an den innern Wänden des Embryosackes angelegt, und stossen, strahlig angeordnet, in der Mittellinie des Sackes zusammen; sie erreichen dabei eine bedeutende Länge, so dass zunächst die gleichzeitig angelegten Corpuscula, sich kaum von den benachbarten Zellen unterscheiden lassen. Bald theilen sich aber die Endospermzellen durch quere Wände, während diese Theilung in den Corpuskeln unterbleibt. Diese zeigen an ihrer Spitze Ansammlung von Protoplasma und einen deutlichen Zellenkern (Taf. III. Fig. 1) und bald erfolgt hier die

[14]) Vergl. auch Hofmeisters Vergl. Unters. p. 135.

Theilung, durch welche die Halszelle abgeschieden wird (Taf. III. Fig. 2). Alle Cupressineen verhalten sich in dieser Hinsicht gleich, nur die Zahl der angelegten Corpuskeln ist verschieden und schwankt zwischen 5 bis 10 für Juniperus und Thuja, bis 15 und mehr bei Callitris. Bei Thuja (nepalensis Lodd.) geht diese Differencirung ausserordentlich rasch von Statten und man findet nebeneinander, in demselben Zapfen, Samenknospen, die kaum durch ihre Grösse zu unterscheiden sind, wo aber in der einen der ganze Embryosack noch mit schaumigem Protoplasma erfüllt ist, in der andern die Bildung der Endospermzellen durch freie Zellbildung eben beginnt, in einer andern endlich die Corpuscula sich bereits differencirt haben. — Die Spitze des Embryosackes wird bald durch überwiegendes Wachsthum der mehr seitlich an derselben liegenden Endospermzellen abgeflacht und bald kommen die Corpuscula in eine trichterförmige Vertiefung zu liegen, über welche die Membran des Embryosackes ausgespannt bleibt (Taf. III. Fig. 2). Gleichzeitig werden auch meist die Aussenwände der an die Endospermzellen grenzenden Corpuskeln von einer ähnlichen Schicht kleinzelligen Gewebes, wie bei Abietineen umgeben; freilich stechen hier diese Zellen nur wenig von dem umgebenden Gewebe ab (Taf. III. Fig. 2). Die Halszellen theilen sich übers Kreuz (Taf. III. Fig. 4), in manchen Fällen sogar in 6 bis 8 Zellen. Die Seitenwände der Corpuskeln verdicken sich ziemlich stark, besonders auch oben, wo sie an die Halszellen stossen, die Membran unter den Halszellen bleibt dagegen dünn. Gleichzeitig füllt sich die Centralzelle langsam mit Protoplasma. Die grosse Vacuole, welche die Centralzelle zuvor ganz erfüllt hatte, nimmt an Grösse ab, die Protoplasmamasse am Scheitel und an der Basis nimmt entsprechend zu. Es treten kleine Vacuolen in demselben auf, im obern Theile bleibt aber lange noch der ursprüngliche Zellenkern der Centralzelle sichtbar. (Taf. III. Fig. 3). Eine Kanalzelle ist hier äusserst schwer nachzuweisen, wie es denn überhaupt hier schwierig wird, sich über die Verhältnisse des Inhalts zu orientiren. Dieselbe Eiweisslösung, die mir in andern Fällen so gute Dienste geleistet hatte, war hier zunächst gar nicht zu brauchen, der Inhalt der Corpuskeln quoll auch in ihr ganz bedeutend, sprengte bald das Corpusculum an seiner Spitze, riss meist die Halszellen von demselben los und floss nun hervor. Bessere Resultate erhielt ich durch Steigerung der Concentration der Eiweisslösung, besonders aber, wenn ich zu derselben eine ganz bestimmte Quantität Glycerin zugesetzt hatte. Jetzt war in vielen Fällen, namentlich bei Juniperus virginiana, die mir günstiger als alle anderen Cupressineen erschien, eine Einsicht in die innern Verhältnisse möglich, die Kanalzelle zeigte eine bestimmtere Abgrenzung, und auch in andern Punkten war bald eine nähere Uebereinstimmung mit andern Coniferen (Taf. III. Fig. 5 u. 6) zu

erkennen. Freilich behalten die Bilder immer nur eine relative Klarheit, so dass ich Denjenigen, der sich über die Vorgänge der Befruchtung bei den Coniferen selbst zu orientiren wünschte, zunächst immer an die Abietineen weisen möchte. — Diese Vorgänge waren Mitte Juli zu beobachten (Juniperus virginiana); gegen den 20. begann der Pollenschlauch von neuem gegen die Corpuscula zu wachsen, auch hier durch das sich besonders verhaltende, innere Gewebe des Knospenkerns geführt. Bald war er bis an den Embryosack vorgedrungen. Oft traf er nicht sogleich an die Stelle, wo er einzudringen hatte; dann glitt er an der Membran des Embryosackes entlang, bis er den Ort, wo sie über dem Trichter ausgespannt ist, erreichte. Hier hatte die Membran schon eine bedeutende Veränderung erlitten, sie wurde durchbrochen, und das dicke Ende des Pollenschlauches füllte, bald noch anschwellend, den ganzen Trichter aus, sich über den Halszellen der Corpuskeln, oft selbst seitlich über dieselben hinaus verbreitend (Taf. III. Fig. 8). Es lässt sich hier nicht schwer der ganze Pollenschlauch auf dem Längsschnitte freilegen (Taf. III. Fig. 7), die weiteren Vorgänge sind trotzdem nicht leicht zu verfolgen. Juniperus virginiana L. schien auch hier wieder das geeignetste Untersuchungsobject zu sein. Der Pollenschlauch treibt Fortsätze zwischen die Zellen des Halses, diese weichen zunächst auseinander. Die continuirliche Membran, welche die Halszellen jedes Corpusculum von der oberen und unteren Seite überzieht, kann dem Pollenschlauche dabei keinen Widerstand leisten, sie ist desorganisirt und quillt stark bei jeder Veranlassung, die obere in ihrer ganzen Fläche, die untere nur in der Mitte, an dem Vereinigungspunkte der Halszellen. Ebenso ist die Kanalzelle stark quellungsfähig. Die Fortsätze des Pollenschlauches werden immer deutlicher, sie nehmen eine verhältnissmässig bedeutende Stärke an und jeder für sich erhält ganz das Aussehen eines Abietineen-Pollenschlauches, ja man sieht selbst an ihrem Ende, je einen (selten mehr) deutlichen Tüpfel (Taf. III. Fig. 9, 10, 11). Sie dringen auf diese Weise in sämmtliche Corpuskeln bis in die Centralzelle hinein und die auseinanderweichenden Zellen des Halses werden dabei schliesslich so zerquetscht, dass sie sich kaum noch auffinden lassen. Die Kanalzelle ist auch hier oft, als körnige, etwas differente Masse, um den Pollenschlauchfortsatz zu erkennen; die Befruchtung erfolgt ganz wie bei Abietineen.

Der Pollenschlauch ist mit körnigem Protoplasma ganz erfüllt (Taf. III. Fig. 9, 10, 11); grössere und kleinere Vacuolen, hin und wieder auch Stärkekörner kommen in demselben vor; grosse zellenartige Gebilde, wie sie Hofmeister beschreibt, konnte ich auch hier nicht finden, doch ballt sich der protoplasmatische Inhalt unter dem Einflusse der Untersuchungsflüssigkeit, meist sehr bald, in grösseren oder kleineren Klumpen zusammen.

Die mittlere Vacuole war inzwischen aus der Centralzelle verschwunden und dieselbe hatte sich ziemlich gleichmässig mit Protoplasma erfüllt; nur in seltenen Fällen blieb sie in ihrer Grösse bedeutend reducirt, bis zur Befruchtung vorhanden. Die unmittelbaren Folgen der Befruchtung sind hier auffallender noch als bei andern Coniferen zu bemerken: die Masse des Eies wird zunächst körnig und nimmt eine schmutzig gelbe Färbung an, alsbald treten aber ausserdem noch ziemlich grosse Stärkekörner in demselben auf (Taf. III. Fig. 9). Diese zeigen sich nicht, wo die Befruchtung unterbleibt. Ihre Bildung schreitet rasch von oben nach unten in der Centralzelle fort, im untern Ende des Eies sammeln sie sich bald bedeutend an[15]) (Taf. III. Fig. 9). Gleichzeitig wird durch fortgesetztes Wachsthum der Endospermzellen am Scheitel des Embryosackes der trichterförmige Eingang über den Corpuskeln etwas verengt, der Druck, den diese Endospermzellen auf den Pollenschlauch üben, mag nicht ohne Einfluss auf dessen Entleerung sein, bei den Cupressineen ist dies besonders auffallend, doch glaube ich auch bei Abietineen oft ähnliches bemerkt zu haben. — Leider trübt sich jetzt auch der Inhalt der die Corpuscula umgebenden Zellen, es treten ebenfalls Stärkekörner in denselben auf und machen die Bilder undurchsichtig. Trotz dem gelang es mir oft auf besonders glücklichen Schnitten, wo das Messer die Corpuskeln gestreift hatte ohne sie zu beschädigen, den ganzen Vorgang zu sehen. Besonders schön und deutlich war er ein Mal bei Thuja orientalis, wo die kleinen Stärkekörner sich im untern Theile des Eies zu Querplatten angeordnet hatten und durch lichte Stellen getrennt erschienen; die Querplatten lagen an den Stellen, wo später die Querwände auftreten sollten, und erinnerten lebbaft an analoge Fälle, wie sie Hofmeister und Sachs bei Zelltheilungen beobachtet haben. Die längere Einwirkung der Eiweisslösung genügte, um diese Anordnung zu zerstören und bald lagen alle die Körnchen wieder zerstreut durcheinander, ohne auch nur eine Spur ihrer früheren Stellung zu hinterlassen. — Bald aber treten am Orte solcher Ansammlungen Querwände auf, und es zerfällt (bei Juniperus virginiana) das untere Drittheil des Eies etwa, in meist drei übereinander liegende Zellen, die sich nun erst weiter zu theilen beginnen (Taf. III. Fig. 12). Sie verhalten sich ähnlich wie bei Abietineen, während sich aber dort die Zellen der mittleren Etage besonders strecken, sind es hier die obersten welche diese Rolle übernehmen und die beiden untern Etagen werden in das Endosperm gedrängt (Taf. III. Fig. 13). Wie selbständig nun dieses Gebilde ist, zeigte unter andern recht deutlich ein

---

[15]) In den seltenen Fällen, wo sich zur Zeit der Befruchtung noch eine grössere Vacuole in der Centralzelle erhalten hatte, ward dieselbe nun oft von Stärkekörnern umlagert, dadurch bekam sie das Aussehen eines selbständigen Gebildes, für welches sie auch wohl schon öfters gehalten worden ist.

Praeparat von Juniperus virginiana, wo die untere Wand der Centralzelle der wachsenden Keimanlage mehr Widerstand als gewöhnlich entgegenzusetzen schien, dieselbe sich in Folge dessen von den Wänden der Centralzelle zum Theil abgelöst halte und fast frei in derselben lag.

Die Taxineen halten in mancher Beziehung die Mitte zwischen Abietineen und Cupressineen; die Corpuscula stehen wie in ersterer Gruppe einzeln, der Pollenschlauch schwillt aber bedeutend an seinem Ende auf und befruchtet in ähnlicher Weise wie bei Cupressineen, oft mehrerer Corpuscula. — Durch meine Arbeiten an andern Coniferen abgehalten, konnte ich diese Gruppe nicht mit derselben Ausführlichkeit untersuchen und behalte mir aus dem Grunde vor, bei einer andern Gelegenheit noch auf sie zurückzukommen; — so viel kann ich aber mit aller Bestimmtheit behaupten, dass auch die Taxineen sich in jeder Beziehung an die andern Coniferen anschliessen.

Stellen wir nun die erhaltenen Resultate noch ein Mal zusammen, so wären diese etwa folgende:

Die Corpuscula sind gestreckte, durch freie Zellbildung entstandene Endospermzellen, in denen die Quertheilungen unterblieben sind. Sie theilen sich nahe an ihrem vorderen Ende in zwei ungleiche Hälften, in eine kleine obere Zelle, welche die „Halszelle“ bildet und eine untere grosse „Centralzelle“.

Die Halszelle bleibt einfach, oder, wie gewöhnlich, sie theilt sich in mehrere Zellen, die entweder nur in einer Fläche liegen oder mehrere übereinanderliegende Etagen bilden.

Die Centralzelle führt anfangs einen ähnlichen Inhalt wie die benachbarten Endospermzellen, ihr Lumen wird von einer grossen Vacuole eingenommen, später füllt sie sich aber nach und nach mit Protoplasma, die mittlere Vacuole schwindet und, um die Zeit der Reife des Corpusculum, ist sie ziemlich gleichmässig mit schaumigem Protoplasma erfüllt.

Meist kurz vor der Befruchtung wird von dem protoplasmatischen Inhalte der Centralzelle eine kleine obere Zelle abgeschieden: sie bildet die „Kanalzelle“, während die ganze übrige Protoplasmamasse der Centralzelle als „Ei“ oder „Befruchtungskugel“ aufzufassen ist.

Der Pollenschlauch wird bei Coniferen durch die Verlängerung einer Tochterzelle des Pollenkernes gebildet. — Er wird durch das Gewebe des Knospenkerns geführt und gelangt bis an die Halszellen; hier wird ihm durch das Verhalten der Halszellen und der Kanalzelle der weitere Weg gebahnt und bald gelangt er in die Centralzelle. Er legt sich mit seiner Spitze dem Eie an, oder dringt selbst in dasselbe ein und vermittelt so die Befruchtung.

Er ist mit protoplasmatischem Inhalte reich erfüllt, führt meist zahlreiche Stärkekörner und an seiner Spitze ist ein meist deutlicher fein geschlossener Tüpfel zu erkennen.

Der Inhalt des Pollenschlauches tritt bald in die Masse des Eies über und in manchen Fällen kann man den Uebergang desselben am Tüpfel fast unmittelbar verfolgen. Das Ei trübt sich in Folge der Befruchtung und es treten bei Cupressineen deutliche Stärkekörner in demselben auf. Sie sammeln sich besonders im untern Theile des Eies und durch ihre Ansammlung vermittelt treten hier auch Scheidewände auf.

Es zerfällt so das Ei in seinem untern Theile, in meist drei übereinanderliegende Etagen von Zellen, von denen die mittlere, oder die obere, sich bedeutend strecken, die Centralzelle im untern Theile durchbrechen und die Keimanlage in das tieferliegende Endospermgewebe führen, wo sie sich zum Keime entwickelt.

Diese Schilderung wird noch bedeutsamer, wenn wir sie mit analogen Vorgängen bei höheren Cryptogamen vergleichen[16]). Bei Farrnen, die ich in dieser Beziehung selbst zu untersuchen Gelegenheit hatte, ist die Entwicklung ganz ähnlich. Gewisse Zellen des Prothalliums theilen sich in zwei ungleiche Hälften, eine obere, die zur Halszelle wird und eine untere, die sich zur Centralzelle umbildet. Die obere theilt sich zunächst übers Kreuz, dann in übereinanderliegende Etagen, die untere wird von einer Lage kleiner Endospermzellen umgeben, füllt sich mit Protoplasma, und vom oberen Theile dieses Protoplasma wird die Kanalzelle abgeschieden, während der untere Theil desselben zum „Ei" oder zur „Befruchtungskugel" wird. Noch grösser wird die Aehnlichkeit der Coniferen mit den Rhizocarpeen, wo das Prothallium kaum mehr die Macrospore verlässt, der Halstheil des Archegoniums sich aber weit schwächer als bei Farrnen entwickelt, noch grösser endlich mit Selaginella und mit Jsoëtes, wo das Prothallium noch endogener wird, der obere Theil des Eies sich zum Embryoträger entwickelt, der untere Theil dagegen in das innere Gewebe der Macrospore geführt wird und sich dort erst zum Embryo entwickelt. — Die Spaltung der Embryonalschläuche bei Coniferen in mehrere Embryonen kann hier keine durchgreifenden Unterschiede abgeben, da sich die einzelnen Coniferen selbst, in dieser Hinsicht verschieden verhalten, und eine solche Spaltung bei vielen ganz entschieden ausbleibt.

Andrerseits sehen wir auch die Entwicklung der männlichen Geschlechtsproducte durch ähnliche Zwischenstufen vermittelt. Die Art der Entstehung, ja alle Analogieen sprechen

[16]) Siehe auch Sachs Lehrbuch.

dafür, dass das Pollenkorn der Microspore, der Pollenschlauch dem Antheridium entspricht, die Microsporenschläuche der Salvinia erinnern schon an die Pollenschläuche der Phanerogamen, ausserdem verlängert sich bei Coniferen das Pollenkorn noch nicht direct zum Pollenschlauche, sondern erzeugt erst in seinem Innern einige Töchterzellen. Diese Zellen sind als ein rudimentaeres männliches Prothallium aufzufassen, und eine Zelle dieses Prothallium entwickelt sich erst zum Antheridium, d. h. zum Pollenschlauche. Dass hier keine Spermatozoiden mehr entwickelt werden, darf kein Wunder nehmen: dieselben sind bei unmittelbarer Berührung der Geschlechtsproducte überflüssig geworden und müssen nach und nach verschwunden sein; dagegen wird ihre Stelle durch Stärke und Protoplasma im Pollenschlauche vertreten und diese üben dieselbe befruchtende Wirkung auf die Eier aus.

Die Deutung der Geschlechtsorgane der Angiospermen dürfte sich auf diesem Wege ebenfalls ergeben. Dass die Pollenkörner dort als noch weiter reducirte Microsporen, die sich nun direct zum Pollenschlauch verlängern, aufzufassen sind, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen; was aber die weiblichen Organe anbetrifft, so könnte ihre Deutung in manchen Punkten schwieriger werden und sind meine Erfahrungen noch nicht zahlreich genug, um hier maassgebend einzugreifen. Diejenigen Fälle, die mir aus eigner Anschauung bekannt sind, sprechen freilich dafür, dass sich hier selbst hin und wieder die Kanalzelle erhalten habe; denn anders kann ich den s. g. Fadenapparat der Liliaceen oder der Santalaceen nicht deuten. Bei Santalum hat derselbe bestimmt auch dieselbe Funktion wie die Kanalzelle bei höheren Cryptogamen zu erfüllen, er öffnet den Embryosack vor der Befruchtung, und das Pollenschlauchende dringt nun zwischen den Kanalzellen bis an die Keimbläschen vor. Das Keimbläschen entspricht dem Eie, Centralzelle und Halszelle sind aus dem Entwicklungskreise verschwunden und das Ei entsteht unmittelbar durch freie Zellbildung am Scheitel des Embryosackes. — Der Embryosack entspricht auch hier der Macrospore, die Endospermbildung in demselben dem Prothallium, allein sie hat in der Entwicklungsreihe jetzt eine andere Stellung eingenommen und folgt erst auf die Befruchtung. Endlich wird auch hier das ganze Ei nicht zur Keimbildung verwendet, der obere Theil desselben wird zum Embryoträger und führt den unteren in das Endosperm, wo er sich erst zum Keime entwickelt.

Uebrigens denke ich, dass durch weitere Untersuchungen, sich auch noch andere Mittelstufen hier werden auffinden lassen, und dazu beitragen, uns einen immer tieferen Einblick in das Wesen dieser Erscheinungen zu verschaffen, wie denn das Bekannte schon, mit voller Kraft, auf einen genealogischen Zusammenhang der betreffenden Pflanzengruppen hinweist.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1—11 Abies canadensis.

Fig. 1. Junges Corpusculum.
Fig. 2. Aeltere Corpuscula.
Fig. 3. Der Halstheil eines noch älteren Corpusculum, die Halszelle hat sich in zwei übereinanderliegende Zellen getheilt.
Fig. 4. Der Halstheil eines fast reifen Corpusculum. Bildung der Kanalzelle.
Fig. 5. Ein reifer Zustand nach Bildung der Kanalzelle.
Fig. 6. Aehnlicher Zustand mit Kali behandelt.
Fig. 7. Eine ganze Samenknospe im Längsschnitt.
Fig. 8. Der Scheitel des Knospenkerns und Embryosackes im Längsschnitt; reife Corpuscula. (4. Juli).
Fig. 9. Die Halszelle von oben.
Fig. 10. Zwei reife Corpuscula; links im Augenblick der Befruchtung; der Pollenschlauch liegt mit breitem Ende dem Ei auf, unten im Ei die ersten Theilungen. (7. Juli).
Fig. 11. Die Keimanlage durchbricht das untere Ende des Corpusculum. (9. Juli).

Fig. 12—14 Abies pectinata.

Fig. 12. Der Halstheil eines reifen Corpusculum mit der Kanalzelle. (8. Juli).
Fig. 13. Längsschnitt durch Knospenkern und Embryosackscheitel im Augenblick der Befruchtung. Zwei Pollenkörner auf der Knospenwarze haben Schläuche in die Corpuscula getrieben. Im Corpusculum links die ersten Theilungen. (15. Juli).
Fig. 14. Die Keimanlage in einem weiteren Zustande. (20. Juli).

Tafel II.

Fig. 1—13 Picea vulgaris.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Scheitel des Embryosackes, zwei reife Corpuscula. (20. Juni).
Fig. 2. Der obere Theil eines Corpusculum stärker vergrössert.
Fig. 3. Der Hals von oben.
Fig. 4. Der obere Theil eines Corpusculum im Augenblick der Befruchtung. (25. Juni).
Fig. 5. Der Hals von oben gesehen, im Augenblick der Befruchtung.
Fig. 6. Erste Theilung in Folge der Befruchtung. (22. Juni).
Fig. 7, 8, 9 u. 10. Weitere Zustände. Fig. 7 am 21. Juni, Fig. 8 am 22, Fig. 9 am 24, Fig. 10 am 24. Juni gezeichnet.
Fig. 11. Ein ungewöhnlicher Theilungszustand.
Fig. 12. Bildung von vier Etagen.
Fig. 13. Ein weiter vorgeschrittener Zustand der Keimanlage; sie durchbricht eben das Corpusculum. (26. Juni).

Fig. 14 Pinus sylvestris.

Fig. 14. Vier in einer Ebene liegenden Zellen der Keimanlage von oben gesehen.

Fig. 15 Pinus Strobus.

Fig. 15. Der obere Theil eines Corpusculum, Halszellen und Kanalzelle, und der trichterförmige Gang der nach denselben führt. (8. Juli).

Fig. 16 Pinus Laricio.

Fig. 16. Der obere Theil eines Corpusculum mit dem Trichter. (3. Juli).

Fig. 17 u. 18 Pinus Pinaster.

Fig. 17. Der obere Theil eines Corpusculum mit dem Trichter. (1. Juli).

Fig. 18. Derselbe ohne den Trichter, zu beiden Seiten der Kanalzelle eine starke Faltung der Membran der Centralzelle, wie sie hier oft vorkommt.

Fig. 19 Pinus Strobus.

Fig. 19. Der obere Theil des Corpusculum im Augenblick der Befruchtung. (8. Juli).

Fig. 20 Pinus Laricio.

Fig. 20. Der obere Theil des Corpusculum im Augenblick der Befruchtung, die veränderte Kanalzelle ist noch um die Spitze des Pollenschlauches zu erkennen. (3. Juli).

Tafel III.

Fig. 1 u. 2 Callitris quadrivalvis.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Scheitel eines Embryosackes und durch ganz junge Corpuscula. Die Halszelle ist noch nicht gebildet. (5. Juli).

Fig. 2. Ein ähnlicher Längsschnitt durch ein älteres Stadium.

Fig. 3 Thuja orientalis.

Fig. 3. Der obere Theil halbreifer Corpuscula. (6. Juli).

Fig. 4—13 Juniperus virginiana.

Fig. 4. Theilung der Halszellen halb von oben gesehen. (16. Juli).

Fig. 5. Ein älterer Zustand in ähnlicher Stellung, unter dem Halse die Kanalzelle. (20. Juli).

Fig. 6. Längsschnitt durch Knospenkern und Embryosackspitze, oben der vordringende Pollenschlauch. (20. Juli).

Fig. 7. Aehnlicher Längsschnitt im Anfang der Befruchtung. (20. Juli).

Fig. 8. Derselbe Zustand stärker vergrössert. Der Pollenschlauch liegt noch flach den Halszellen auf. (20. Juli).

Fig. 9. Der Pollenschlauch hat Fortsätze in die Centralzellen getrieben; beginnende Zeichen der Befruchtung in denselben.

Fig. 10 u. 11. Der obere Theil der Corpuscula und der Pollenschlauch in ähnlichem Zustande stärker vergrössert. (23. Juli).

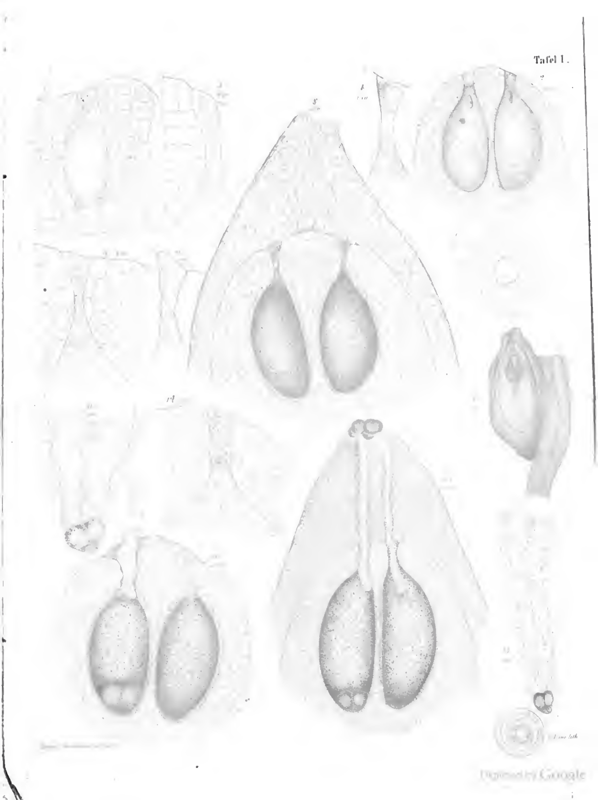
Fig. 12. Längsschnitt durch einen Embryosack mit befruchteten Corpuskeln, Theilungszustände der Eier. (25. Juli).

Fig. 13. Eine weiter entwickelte Keimlage, welche sich von den Wänden der Centralzelle zum Theil losgelöst hat.

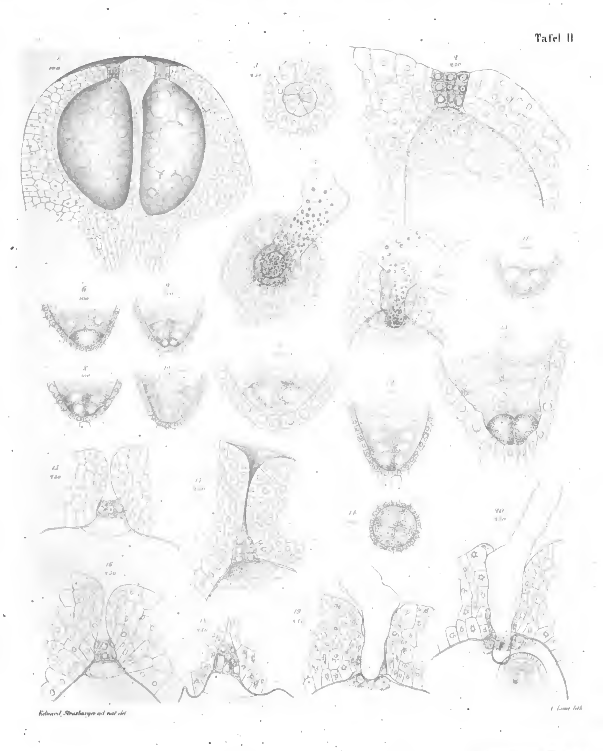
Fig. 14 Thuja orientalis.

Fig. 14. Das untere Ende des Eies kurz nach der Befruchtung, die Stärkekörner haben sich in demselben zu Querplatten angeordnet. (18. Juli).

Weimar. — Hof-Buchdruckerei.

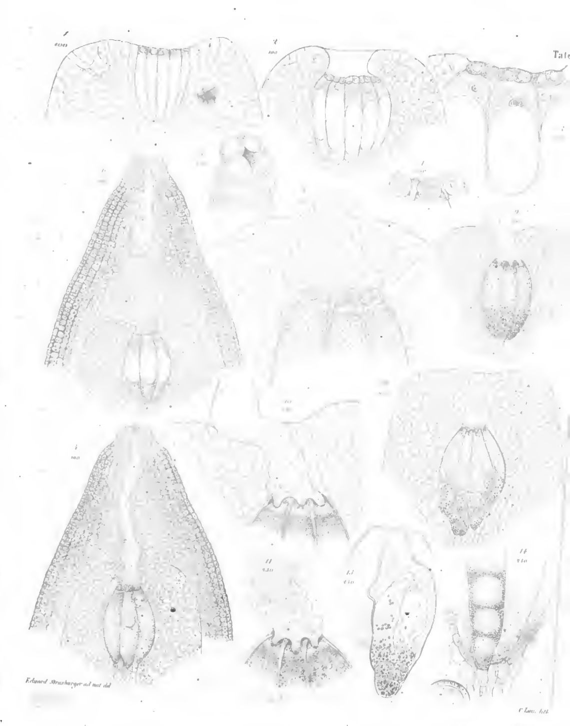

Tafel I.

Tafel II



Eduard Strasburger ad nat del

C Laue lith


Taf
Eduard Strasburger ad nat. del.
C. Laue lith.

